УДК 595.7:591.531.1

О ХАРАКТЕРЕ ВЫБОРА КОРМА НАСЕКОМЫМИ-ФИТОФАГАМИ (обзор)

Г. Н. Павлик

(Институт зоологии АН УССР)

Поскольку тип питания зависит от характера корма, то в процессе освоения экологических ниш у животных в большинстве случаев появляются трофические приспособления. У консументов различных порядков возникают экологические, физиологические и морфологические особенности, обеспечивающие обнаружение кормового объекта, максимальное (по количеству и скорости) потребление корма и наиболее эффективное его усвоение. У различных видов вырабатываются различные требования к одним и тем же элементам пищи. Это проявляется в неодинаковом отношении их к основным и т. н. второстепенным компонентам и является следствием длительного влияния кормовых объектов на обмен веществ их потребителей (Дмитриев, 1951; Рафес, 1968; House, 1969; Эдельман, 1972 и др.*).

Взаимосвязь насекомых с кормовыми объектами можно рассматривать как наследственную реакцию потребителей на относительное постоянство условий среды. Однако часто наблюдается смена пищевых отношений, что вызвано происходящими в биогеоценозах климатическими и сезонными изменениями, а также изменениями, связанными с хозяйственной деятельностью человека. Известно, что в различных зонах у растений одного и того же вида количественное соотношение отдельных веществ различно. Смена насекомыми-фитофагами кормовых растений определяется биохимическим сродством последних. Предпочтение оказывается тому виду, который в данное время имеет максимальную биохимическую ценность и не обладает репеллентными и тем более токсическими свойствами. Несовпадение сезонных изменений химического состава растений с требованиями насекомых не только подавляет питание, но может вызвать их гибель (Harrison, 1927; Кожанчиков, 1941, 1951, 1952; Chin, 1950; Старк, 1953; Friend, 1958; Thorsteinson, 1960; Эдельман, 1972 и др.).

Пищевые реакции относятся к тропизмам. Для каждого вида растения характерна совокупность химических веществ, которые порождают систему хемотаксических сигналов, воспринимаемых фитофагами. По мнению Торстейнсона (Thorsteinson, 1960), оптимальная реакция питания предполагает, что субстрат обладает хемотаксическими стимуляторами, важными при осуществлении выбора, и не имеет ни ингибиторов питания, ни отпугивающих свойств.

Отдельные авторы (Merz, 1959; Jermy, 1966) считают, что несмотря на высокую чувствительность как слабо, так и высоко специализированных видов насекомых к фагостимуляторам, более узкая их специализация связана с большой чувствительностью к веществам, подавляющим питание, т. к. влияние, сходное с действием специфических фагостимуляторов, могут оказывать и другие вещества. Отсюда более важной в

* Ввиду большого количества литературных источников по изучаемой проблеме в данном обзоре представлены лишь основные работы.

определении круга кормовых растений оказывается чувствительность к отпугивающим веществам — один из факторов эволюции олигофагов. Соответствующее поведение животных обеспечивает им и их потомству оптимальные условия существования и, в первую очередь, наиболее быстрое восполнение и накопление энергии. Адекватность поведения живых организмов тем или иным условиям окружающей среды обеспечивается степенью развитости органов чувств. Разнообразные стимулы, возникающие во внешней среде и внутри организма, действуют на специализированные возбудимые структуры, в которых энергия стимулов преобразуется в энергию нервных импульсов, несущих информацию в центральную нервную систему. Этот воспринимающий аппарат часто имеет весьма сложное строение (Dethier, 1962; Hodgson, 1964; Мазохин-Поршняков, 1965; Елизаров, Синицына, 1969; Иванов, 1969 и др.).

Определенное значение в поисках корма имеет зрение. Большинству насекомых свойственно наличие сложно устроенного зрительного анализатора и цветового зрения (Ilse, 1937; Мазохин-Поршняков, 1965, 1968, 1969, 1971; Meeuse, 1969; Францевич, 1971; Swihart, 1971 и др.). Цветослепые формы, по крайней мере среди имаго, встречаются крайне редко (Мазохин-Поршняков, 1973). Еще Шпренгель (цит. по Meeuse, 1969) говорил о том, что совокупность линий, цветных точек и пятен у основания лепестков выполняет роль указателей, направляющих насекомое к спрятанному нектару. Часто цветовые реакции, связанные с питанием, являются врожденными рефлексами. Например, парусники (Papilionidae) и белянки (Pieridae) проявляют большую врожденную чувствительность к голубому, пурпурно-фиолетовому и красному цветам; нимфалиды (Nymphalidae) предпочитают желтые и синие тона (Vaidya, 1968, 1968a); колорадского жука (*Leptinotarsa decimlineata* Say) и других вредителей-фитофагов больше всего привлекает желтый цвет (Stüben, 1972).

Но для большинства насекомых растительноядных и других групп при выборе корма решающими являются хеморецепторные реакции, в основе которых лежат запах и вкус корма. (Фриш, 1955; Рафес, 1968; Schoonhoven, 1969, 1969a; Salama, Tolba, 1971; Викторов, 1972 и др.). В состав хеморецепторных сенсилл входят рецепторы дистантного и контактного действия. Хеморецепция как наиболее древний тип реакции первоначально была связана только с восприятием пищевых субстратов (Елизаров, Синицына, 1969; Елизаров, 1970 и др.). Обонятельная хеморецепция важна и интересна тем, что позволяет организму обнаруживать объект поиска издали. Особенность ольфакторной реакции насекомых, заключается в том, что они запоминают запахи, по-видимому, только конкретно, а не в обобщенном виде (Мазохин-Поршняков, 1971).

Однотипные группы рецепторов у различных насекомых сходным образом реагируют на аналогичные раздражители. Так, одиночные клетки в трихоидных сенсиллах самцов сатурний (Saturniidae), тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) и некоторых других чешуекрылых, а также пчелы медоносной (*Apis mellifera* L.) реагируют только на запах половых аттрактантов самок собственного вида; у ряда жесткокрылых, особенно у пещерных стафилинид (Staphylinidae) и жужелиц (Carabida), обнаружены одиночные специфичные рецепторные образования, воспринимающие инфракрасное излучение; у пчел, муравьев (Formicidae) и некоторых других насекомых есть рецепторы CO_2 и т. д. Очевидно, уже периферические чувствительные нейроны хеморецепторных сенсилл в определенной мере различают стимулы за счет специфических свойств мембранн хеморецепторов (Schoonhoven, Dethier, 1966; Dethier

et al. 1969; Дьяченко, 1970; Елизаров, 1970 и др.). Личинки чешуекрылых и ряда других насекомых после ампутации антенн и максилл (на них расположены хеморецепторы) не способны дифференцировать кормовые растения. Например, коровка (*Epilachna vigintiocta-punctata*) с удаленными антеннами, находясь на корме, очень долго не начинает питаться. Антеннальные рецепторы определяют у коровок (Coccinellidae) реакцию привлечения, у колорадского жука — преимущественно реакцию отвергания тех или иных растений (Krishna, Sinha, 1969).

Чаще всего за ориентацию и питание ответственны разные группы рецепторов, которые стимулируют различные биологически активные вещества. Так, саранча *Schistocerca gregaria* Forsh., найдя кормовое растение, приступает к питанию только после стимуляции рецепторов клипеолабрума и гипофаринкса (Haskell, Mordue, 1969). На основании биопроб для заболонника вязового (*Scolytus multistriatus* March.) было установлено, что в сублимируемой фракции бензоловых экстрактов коры ильма содержится активный фактор, стимулирующий пищевую ориентацию заболонника, а в несублимируемой — фактор, стимулирующий его пищевую активность (Baker, Norris, 1968).

Органы контактной рецепции у большинства животных связаны исключительно с актом питания. Шонховен (Schoonhoven, 1969) отмечает, что у гусениц органы вкуса, локализованные в двух различных стилоконических сенсиллах на каждой максилле, в процессе питания находятся в постоянном контакте с растительной тканью и информируют насекомое о химическом составе поедаемого корма. У многих животных, обитающих в воде, вкусовые рецепторы могут участвовать также и в ориентации (Елизаров, 1970). У самок многих насекомых весьма чувствительные контактные хеморецепторы найдены на яйцекладе. Например, у толстоножки *Bruchophagus roddi* Gusw. сенсиллы яйцеклада реагируют на различные вещества, полученные из люцерны, в семена которой она откладывает яйца (Paxton, Burchardt, 1970). Подобное размещение рецепторов известно у двукрылых, перепончатокрылых (Викторов, 1972; Hooper, Pitts, 1972; Lenteren, 1972 и др.).

Положительная или отрицательная трофическая реакция насекомых зависит от стимуляции тех или иных рецепторов сенсиллы. Вещества, раздражающие L-рецепторы (солевые), оказывают отпугивающее действие или вызывают реакцию отвергания пищи. Вещества, раздражающие S-рецепторы (сахарные), обладают привлекающими свойствами (Елизаров, 1965, 1965а; Jermy, 1968; Salama, 1968; Дьяченко, 1970; Синицына, Елизаров, 1971 и др.). В. Ф. Дьяченко (1970), исследуя питание жуков черного соснового усача (*Cyrtoclytus capra* Germ.), нападающего на ослабленные деревья, показал, что при действии на хеморецепторы насекомого жидкой фракции луба больного или поваленного дерева возбуждение возникает преимущественно в S-рецепторах хемосенсиллы, а здорового дерева — в L- и S-рецепторах. Причем сразу же после нападения усача частота импульсов S-рецепторов заметно превосходит частоту импульсов рецепторов.

Пищевые реакции у имаго многих видов обусловлены особенностями питания их личинок и в зависимости от этого могут изменяться. При определенных условиях вкус изменяется и у насекомых преимагинальных стадий (Schoonhoven, 1967, 1969; Синицына, Елизаров, 1971; Dethier, Kuch, 1971 и др.). Личинки полифагов отдают явное предпочтение тому растению или той искусственной среде, на которой они питались первоначально. По некоторым данным, у насекомых даже за один день питания можно воспитать предпочтение определенной диете. Оно не исчезает и после линек (Schoonhoven, 1969; Hanson, Dethier, 1973).

Характерно, что в опытных условиях круг кормовых растений, которыми питаются гусеницы многих видов чешуекрылых, значительно шире, чем в природе. Это показано на гусеницах некоторых видов Hadena Schr., питающихся гвоздичными (Caryophyllaceae). Специфичными кормовыми растениями следует считать преимущественно те растения, на которых самки откладывают яйца. В опыте отродившиеся гусеницы начинают питаться на многих растениях различных систематических групп, однако вторичные пищевые стимулы, определяющие возможность адаптации гусениц к пищевому субстрату, остаются специфичными для различных видов (Myers, 1968).

Важным фактором, влияющим на работу хеморецепторных органов, является физиологическое состояние организма. Известно, что реакция контактных хеморецепторов изменяется в зависимости от возраста насекомых (Dethier, 1947; Hodgson, 1964 и др.), степени насыщенности их организма питательными веществами и водой (Minnich, 1930; Anderson, 1932 и др.) и некоторых генетических факторов (Wolbarsht, 1957; Evans, 1961 и др.).

Часто поведение насекомых изменяется в зависимости от их физиологического состояния. Например, сосновые лубоеды большой (*Blastophagus piniperda* L.) и малый (*B. minor* Hart.) после зимнего оцепенения приобретают способность реагировать на корм в результате физиологического стресса, вызванного полетом. В период пребывания под корой самки сначала теряют реакцию на химические стимулы древесины, потом (в период откладки яиц) она становится обратной, и восстанавливается перед вылетом для возобновления питания (Kangas et al., 1971).

Иногда вид растения, которым питается фитофаг, определяет привлекательность последнего для паразита. Так, при определении зараженности лугового клопа (*Lygaeus lineolaris*) его основным паразитом — наездником *Leiophron pallipes* в зависимости от питания клопа было обнаружено, что паразиты нападают на них в период питания на сорняках, до перехода вредителей на культурные растения. В результате чего численность клопов значительно уменьшается (Streams et al., 1968).

Таким образом, выбор насекомыми того или иного кормового растения обусловлен общей настройкой физиологических особенностей их пищеварения и обмена веществ в целом на определенные основные и «второстепенные» вещества, входящие в состав этого растения, а также наличие «вкусового следа» кормового объекта, что определяет и общую реакцию центральной нервной системы насекомого, и реакцию хеморецепторов.

В поведении насекомых при поисках корма можно наметить следующие этапы: широкий поиск; ориентация на тот или иной биотоп, а в биотопе — реакция на комплекс сигналов (зрительных, обонятельных), свойственных определенному субстрату, а не на сам субстрат; ориентация на данный корм. Эта реакция, в подавляющем большинстве случаев ольфакторная, может быть связана как с первичными, общими для всех кормовых объектов (непосредственная ориентация), так и с вторичными, строго специфичными (сигнальная ориентация), стимулами. Контактная хеморецепция — «микронаводка» насекомого на данный корм, которая стимулирует непосредственно процесс питания или «опробование» яйцекладом пригодности данной пищи для личинок.

ЛИТЕРАТУРА

Викторов Г. А. 1972. Поведение паразитов-энтомофагов и его значение в практике биологической борьбы с вредителями. В сб.: «Поведение животных». М.
Дмитриев Г. М. 1951. О пищевой специализации и возникновении биологических форм у насекомых. Агробиология. № 4.
Дьяченко В. Ф. 1970. К вопросу ориентации насекомых. В сб.: «Наука — защите растений». Воронеж.
Елизаров Ю. А. 1965. Хеморецепция кровососущих членистоногих. Усп. совр. биол., т. 59, № 3.
Его же. 1965а. Физиология хеморецепторных сенсилл насекомых. М.
Его же. 1970. Некоторые аспекты ориентации животных на запаховые стимулы. В сб.: «Пространственная ориентация животных». М.
Елизаров Ю. А., Синицына Е. Е. 1969. Физиологические особенности хеморецепторных органов насекомых. Тр. Всес. энтомол. общ., т. 53.
Иванов В. П. 1969. Ультраструктурная организация хеморецепторов насекомых. Там же.
Кожанчиков И. В. 1941. Об условиях смены кормовых растений у дендрофильных насекомых. Зоол. журн., т. XX, в. 3.
Его же. 1951. Пищевая специализация и значение ее в жизни насекомых. Энтомол. обозр., т. 31, № 3—4.
Его же. 1952. Многоядность животных и изменчивость среды. Зоол. журн. т. XXXI, в. 6.
Мазохин-Поршняков Г. А. 1965. Зрение насекомых. М.
Его же. 1968. Обучаемость насекомых и их способность к обобщению зрительных стимулов. Энтомол. обозр., т. 47.
Его же. 1969. Цветовое зрение медоносной пчелы и проблема адаптивного значения окрасок цветов растений. Тр. Всес. энтомол. общ., т. 53.
Его же. 1971. Современное состояние изучения зрения насекомых. Усп. совр. биол., т. 72, № 2.
Его же. 1971. Тропизмы, таксисы и ольфакторная ориентация насекомых. В сб.: «Хеморецепция насекомых». Вильнюс.
Его же. 1973. Механизмы цветоразличения у насекомых. Итоги науки и техники. ВИНИТИ СССР, Бионика, т. I.
Рафес П. М. 1968. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М.
Синицына Е. Е., Елизаров Ю. А. 1971. Особенности возбуждения контактных хеморецепторных сенсилл растворами хлористого натрия, связанные с изменением пищевых реакций насекомых на химические стимулы. В сб.: «Хеморецепция насекомых». Вильнюс.
Старк В. Н. 1953. Влияние смены кормового растения на скрытоствольных вредителей. Энтомол. обозр., т. 33, № 1.
Францевич Л. И. 1971. Функциональная морфология зрительного анализатора насекомых (обозр.). Журн. эвол. биохим. и физиол., т. 7, № 2.
Фриш К. 1955. Пчелы, их зрение, обоняние, вкус и язык. М.
Эдельман Н. М. 1972. Реакция насекомых с разными типами питания на биохимический состав корма. Тр. ВИЗР, в. 32, ч. II.
Anderson A. 1932. The sensivity of the legs of common butterflies to sugars. J. Exper. Zool., v. 63.
Baker J. E., Norris D. M. 1968. Further biological and chemical aspects of host selection by Scolytus multistriatus. Ann. Entomol. Soc. Amer., v. 61, № 5.
Chin C. T. 1950. Studies on the physiological relation between the larvae of Leptinotarsa decemlineata Say and some Solenaceous plants. Entomol. Ass. Amsterdam Wage.
Dethier V. G. 1947. Chemical insect attractants and repellents. London.
Idem. 1962. Chemoreceptor mechanismus in insects. In «Biological receptor mechanismus». Cambridge.
Dethier V. C., Kuch J. H. 1971. Electrophysiological studies of gustation in Lepidopterous Larvae. Ztschr. vergl. Physiol., v. 72, № 4.
Dethier V. G., Schoonhoven L. M. 1969. Olfactory coding by lepidopterous larvae. Entomol. exp. appl., v. 12, № 5.
Friend W. C. 1958. Nutritional requirements of phytophageous insects. Ann. Rev. Entomol., № 3.
Evans D. R. 1961. Depression of taste sensitivity to specific sugars by their presence during development. Sciense, v. 133.
Hanson F. E., Dethier V. G. 1973. Role of gustation and olfaction in the tobacco hornworm, Manduca sexta, J. Insect. Physiol., v. 19, № 5.
Harrison J. W. 1927. Experiments on the egg-laying insects of the sawfly Pontania salicis and their bearig on the inheritance of acquired characters with some remarks on a new principles of evolution. Proc. Roy. Soc. London., v. 101 (B).

Haskell P. T., Mordue A. J. 1969. The role of mouthpart receptors in the feeding behaviour of Schistocerca gregaria. Entomol. exp. et appl., v. 12, № 5.
Hodgson E. S. 1964. Chemoreception. In «The physiology of Insecta», New-York a. London.
Hooper R. L., Pitts C. W., Westfall L. A. 1972. Sense organs on the ovipositor of the face fly Musca autumnalis. Ann. Entomol. Soc. Amer., v. 65, № 3.
House H. L. 1969. Effects of different proportions of nutrients on insects. Entomol. exp. et appl., v. 12, № 5.
Ilse D. 1937. New observations on responses colours in egg laying butterflies. Nature, v. 140.
Jermy T. 1966. Feeding inhibitors and food preference in chewing phytophagous insects. Entomol. exp. et appl., v. 9, № 1..
Idem. 1968. On some behavioural aspects of host selection in phytophagous insects. Тр. XIII Межд. энтомол. конгр., т. I.
Kangas E., Perttunen V., Oksanen H. 1971. Physical and chemical stimuli affecting the behaviour of Blastophagus piniperda L. B. minor Hart (Col. Scolytidae). Acta Entomol. fenn., № 28.
Krishma S. S., Sinha A. K. 1969. Chemosensory relationship between Epilachna vigintiocta-punctata and its host plant, Luffa aegyptiaca. Ann. Entomol. Soc. Amer., v. 62, № 4.
Lenteren J. C. von. 1972. Contact chemoreceptors of the ovipositor of Pseudeucoila bachei Weld. (Cynipidae), Neth. J. Zool., v. 22, № 3.
Meeuse B. J. D. 1969. Comment les fleurs guident les insects. Atomes, v. 24, № 266.
Merz E. 1959. Pflanzen und Raupen. Uber einige Prinzipien der Futterwahl bei Grosschmetterlingsraupen. Biol. Zbl. v. 78, № 1.
Minnich D. E. 1930. The chemical sensitivity of the legs of the blowfly Calliphora vomitoria to various sugars. Ztschr. vergl. Physiol, № 2.
Myers A. A. 1968. The diet of the Hadena rivularis Fab. (Lepidoptera, Noctuidae) group of species. Entomologist, v. 101, № 1262.
Paxton W. A. J., Burchardt C. C. 1970. Response of alfalfa seed chalcid ovipositor to chemicals occurring naturally in alfalfa. Ann. Entomol. Soc. Amer., v. 63, № 6.
Salama H. S. 1968. Chemoreception in the moth Prodenia litura F. Тр. XIII Межд. энтомол. конгр., т. I.
Salama H. S., Tolba R. A. 1971. Chemical senses in lepidopterous larvae with reference to gustation and olfaction in Chilo agamemnon Bles., Ztschr. angew. Entomol., v. 67, № 4.
Schoonhoven L. M. 1967. Loss of hostplant specificity by Manduca sexta after rearing on artifical diet. Entomol. exp. et appl., v. 10, № 2.
Idem. 1969. Gustation and foodplant selection in some lepidopterous larvae. Ibid., v. 12, № 5.
Idem. 1969a. Sensitivity changes in some insect chemoreceptors and their effect on food selection behaviour. Proc. Koninkl. nederl. akad. wet., v. C72, № 4.
Schoonhoven L. M., Dethier V. G. 1966. Sensory aspects of host plant discrimination by lepidopterous larvae. Arch. Neerlandaises Zool., v. 16, № 4.
Streams F. A., Shahjahan M., Le-Masurier H. G. 1968. Influence of plants on the parasitization of the tarnished plant bug by Leiophron pallipes. J. Econ. Entomol., v. 61, № 4.
Stüben M. 1972. Untersuchungen zum Farbwahlvermögen des Kartoffelkäfers Leptinotarsa decemlineata Say. Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschtzdienst, v. 24, № 3.
Swihart Ch. A. 1971. Colour discrimination by the butterfly, Heliconius charitonius L. Ann Behav., v. 19, № 1.
Thorsteinson A. J. 1960. Host selection in phytophagous insects. Ann. Rev. Entomol., № 5.
Vaidya V. G. 1969. Studies of the peception of colours in some Papilionidae (Lepidoptera) I. Discrimination between coloured and neutral surfaces with special reference to red sensitivity. Acta biol. exptl., v. 28, № 3.
Idem. 1968à. Studies on the perception of colours in some Papilionidae (Lepidoptera). II. Inborn preferences for colours in the state of feeding. Ibid., v. 28. № 4.
Wolbarsht M. L. 1957. Water taste in Phormia. Sciense, v. 125, № 5.

Поступила 4.XII 1973 г.